

УДК 576.895.42

**ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ  
ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ СЕНСОРНЫХ ОРГАНОВ  
И ПОИСКОВОГО ПОВЕДЕНИЯ  
ПАРАЗИТИФОРМНЫХ КЛЕЩЕЙ (PARASITIFORMES)**

© С. А. Леонович

Зоологический институт РАН  
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034  
E-mail: leonnsa@mail.ru  
Поступила 20.05.2013

Исследования органов чувств паразитиформных клещей методами электронной микроскопии и электрофизиологии начались в России в середине 1970-х гг. по инициативе и при участии Ю. С. Балашова. Обзор накопленных с того времени материалов позволяет проследить процессы морфологических изменений в строении основных сложных органов (пальпальный и тарзальный органы, орган Галлера, глаза) и показать тесную взаимосвязь эволюции поискового поведения с эволюцией рецепторов.

*Ключевые слова:* Parasitiformes, сенсорные органы, поведение.

Выдающийся российский зоолог и паразитолог В. Н. Беклемишев в своей известной работе «Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных, пути его возникновения» выделял 3 основных момента в становлении паразитизма членистоногих. Во-первых, перестройка поведения и соответствующие изменения в нервно-чувствительном аппарате. Во-вторых, изменение способов принятия пищи и изменение ротовых органов. В-третьих, изменение характера пищеварения и соответствующие изменения пищеварительного тракта (Беклемишев, 1951).

Первое место среди процессов, приводящих к становлению (а следовательно, и дальнейшему развитию) паразитизма у членистоногих, по праву отведено эволюционным изменениям нервно-чувствительного аппарата и поведения. Прошедшие с момента публикации этой работы 60 лет полностью подтвердили справедливость представлений Беклемишева.

Работы, посвященные исследованию поведения и морфофункциональной организации сенсорных органов у клещей, начались в России благодаря активности Ю. С. Балашова. Именно ему принадлежат первые работы, посвященные исследованию поведения иксодовых клещей в природе (Ба-

лашов, 1958, 1960). До этих работ практически все исследования поведения проводились в лабораторных условиях (Миронов, 1939; Lees, 1948), что не позволяло оценивать реальную природную роль тех или иных проявлений поведенческой активности. Самая первая в мире работа по электрофизиологии контактных хеморецепторов у клещей также была выполнена Ю. С. Балашовым в сотрудничестве с физиологами из ИЭФиБ им. Сеченова В. П. Ивановым и А. М. Игнатьевым (Балашов и др., 1976). В этой работе методом отведения электрических потенциалов действия от отдельных сенсилл пальпального рецепторного органа клеща *Hyalomma asiaticum* была впервые напрямую доказана вкусовая функция пальпальных сет; удивительным было то, что только часть вкусовых сет реагировала на стандартные вкусовые раздражители. Дальнейшие исследования показали, что остальные сетки участвуют в рецепции генитальных феромонов, в то время еще совершенно неизвестных (Sonenshine, 1991).

Недостаточная изученность сенсорных органов клещей, исследования которых практически зашли в тупик к концу 1960-х гг., объяснялась чрезвычайно мелкими размерами этих образований, в световой оптике выглядящих довольно однообразно. Различия в строении рецепторов, их типизация, морфофункциональный анализ стали возможны только с внедрением в зоологические исследования методов электронной микроскопии. Одни из первых исследований в мире в этом направлении, посвященные изучению главного чувствительного органа иксодоидных клещей — органа Галлера, — также принадлежат Ю. С. Балашову и сотрудникам его лаборатории (Балашов, Леонович, 1976, 1977, 1978, 1981).

Исследования сенсорных органов клещей, выполненные методами растровой и трансмиссивной электронной микроскопии, газовой хроматографии и электрофизиологии, и одновременное изучение поведения клещей в лаборатории и в полевых поведенческих экспериментах позволили проанализировать некоторые основные тенденции эволюционных изменений сенсорных органов и коррелированного поискового поведения в отряде Parasitiformes. Подробный анализ требует очень большого объема публикации. В данной небольшой статье автор вынужден ограничиться ссылками только на некоторые основные работы и обзоры.

Отряд Parasitiformes представлен в мировой фауне тремя основными группами клещей, которым разными авторами присваивается разный ранг: наиболее обширной группой мезостигматических или гамазовых клещей, насчитывающей свыше 10 000 видов (Mesostigmata или Gamasina); группой метастигматических или иксодоидных клещей (Metastigmata или Ixodoidea), объединяющий около 1000 видов, а также двумя очень небольшими группами редких клещей-сенокосцев (Notostigmata или Opilioacarina) и клещей-голотир (Holothyrida) (Klompen et al., 2007; Klompen, 2010). Иксодоидные клещи — облигатные кровососы, временные эктопаразиты с длительным питанием (Балашов, 1982). Среди гамазовых клещей наряду со свободноживущими хищниками и сапрофагами имеется огромное количество постоянных эктопаразитов и даже эндопаразитов, обитателей полостей тела позвоночных. Голотиры и клещи-сенокосцы, обитатели почвы и подстилки тропических лесов, представлены менее чем 30 видами каждая группа (Klompen, 2010; Bernardi et al., 2011). Ни поведение, ни строение органов чувств у представителей двух последних групп не исследованы.

Все изученные паразитиформные клещи обладают развитой, сложно устроенной и достаточно совершенной сенсорной системой, основу которой составляют сенсиллы. Сенсиллярный тип организации с характерной для него относительной независимостью элементов системы и соответственно пластичностью послужил преадаптационной основой для перехода к кровососанию и паразитизму и формирования разнообразных типов нападения на хозяев (Леонович, 2005).

Сенсиллы образуют хетом (совокупность сет) тела и придатков, а также сложные рецепторные органы на пальцах и передних лапках (орган Галлера и тарзальный орган). Кроме того, особые безволосковые сенсиллы располагаются в режущих пальцах хелицер. Всего у клещей обнаружено около 10 основных морфотипов сенсилл 6 модальностей: механорецепторные, контактные хеморецепторные, контактные хемо-механорецепторные, обонятельные, терморецепторные и 2 типа комбинированных термо-хеморецепторных сенсилл. Внешняя форма кутикулярных отделов сенсилл паразитиформных клещей (в отличие, например, от насекомых или акариформных клещей) довольно однообразна. Как правило, это хетоидные, трихоидные или базиконические сеты. Основные отличия сенсилл касаются наличия и устройства пор и полостей в стенках, а также строения периферических отделов дендритов рецепторных нейронов. Кроме сенсилл, у части иксододных клещей имеются глаза.

У иксододных клещей сложный орган Галлера образован несколькими отделами — часть сенсилл инкапсулирована, находится в особом углублении — капсуле, сообщающейся со средой простым отверстием (*Ixodinae*), сложной изогнутой, изрезанной или лопастной узкой щелью (*Amblyommina*). Кроме обонятельных сенсилл, на дне капсулы иногда имеются несенсорные выросты (плеоморфы) (*Amblyommina*) (Балашов, Леонович, 1981). У аргасовых клещей крыша капсулы образована слившимися плеоморфами (Балашов, Леонович, 1977). У части степных и пустынных видов *Amblyommina* в капсуле появляются железы, простые и сложные. Перед капсулой органа Галлера располагается компактная передняя группа сенсилл, иногда размещающаяся в ямке. У мезостигматических клещей обонятельные, терморецепторные и контактные хеморецепторные сенсиллы концентрируются на тарзальном членике передних ног, но никаких дополнительных структур несенсорной природы не образуется.

Топография сенсилл в составе органа Галлера и тарзального органа, а также форма капсулярной щели, передней ямки и некоторых других несенсорных структур чрезвычайно стабильны в пределах вида. В целом строение органа Галлера видоспецифично, во многих случаях позволяет определять виды клещей.

Пальпальный орган устроен более однообразно — идентично у всех иксодовых клещей и также одинаково у большинства гамазин (но иначе, чем у иксодид). Сильная внутривидовая и межпопуляционная изменчивость характерна для пальпального органа некоторых аргасовых клещей (Leonovich, Dusbabek, 1991).

Оптимальное обеспечение жизнедеятельности клеща выражается в такой организации сенсорной системы, при которой для каждого класса сигналов, имеющих решающее значение для осуществления основных поведенческих активностей, развиваются элементы, максимально возможным

образом защищенные от помех, т. е. воспринимающие именно данный сигнал на фоне остальных. Эти элементы могут включать те или иные отделы органа Галлера или тарзального комплекса, гипертрофированное развитие определенных типов сенсилл, развитие вспомогательных структур глаз. Именно эволюционные преобразования максимально помехоустойчивых органов чувств лежат в основе поведенческих адаптаций и эволюции поведения (Леонович, 2005). Эффективность восприятия сигнала зависит от его формы, строения воспринимающих структур (сенсилл и образованных на их основе сложных органов), и косвенно — от поведения, которое определяют условия окружающей среды при рецепции сигнала. Поведение обеспечивает постоянное пребывание в норе (у нидиколов) или на поверхности тела (у постоянных эктопаразитов), или же попадание клеща в места наиболее вероятной встречи с прокормителем. Последнее обстоятельство особенно важно для клещей, проводящих основную часть жизненного цикла во внешней среде, в которой и происходит поиск хозяина-прокормителя, а часто и полового партнера (*Ixodidae* и *Argasida* из *Metastigmata*; *Dermanyssoidea* из *Mesostigmata* (Dowling, OConnor, 2010)). Среди дерманиссоидных клещей паразитизм возник по меньшей мере 8 раз независимо в разных эволюционных линиях клещей (Dowling, OConnor, 2010).

Структура сигнала включает несколько основных параметров, таких как максимальное расстояние, на которое распространяется сигнал; скорость распространения и продолжительность сигнала; легкость обнаружения сигнала, а также объем информации и распознаваемость на фоне шума. Очевидно, что в конкретных экологических условиях оптимальное сочетание элементов структуры будет иметь определенный сигнал (сигналы), в то время как другие по одному или нескольким параметрам структуры (расстояние, скорость, распознаваемость и т. п.) будут ему уступать. Рецепция оптимального сигнала определяет развитие поведенческих реакций, приводящих к эволюционному становлению того или иного типа нападения (гнездо-норовый, пастбищный подстерегающий, пастбищный активный и др.).

В норах при постоянной темноте и относительно стабильных влажностных и температурных условиях, где температура среды чаще всего ниже температуры тела хозяина и одновременно присутствует запах последнего, исходящий от оставленных в норе шерсти, перьев и т. п., определяющую роль, видимо, играют температурные сигналы, говорящие о появлении в норе прокормителя, а также сигналы ольфакторной природы, исходящие от хозяина, но не сохраняющиеся в его отсутствие (такие как CO<sub>2</sub>). У гамазовых, иксодовых и аргасовых клещей, обитателей нор, отсутствуют глаза; в тарзальном рецепторном органе сильно развит комплекс терморепторных сенсилл (Леонович, 2008). В органе Галлера некоторых гнездо-норовых иксодов сенсиллы «капсулы» органа Галлера часто располагаются открыто (не инкапсулированы), не нуждаясь в защите от резко меняющихся условий среды. Так, иксодовый клещ *Ixodes uria*, обладающий открытой капсулой органа Галлера (Балашов, Леонович, 1978), ранее обозначался как обитатель птичьих базаров (т. е. более или менее открытых пространств). Однако позднее выяснилось, что в Южном полушарии этот вид паразитирует на пингвинах, предпочитая виды, устраивающие

норы; этих клещей часто находят в слуховых проходах птиц (Stedt, 2009). Интересно, что на птичьих базарах Северного полушария эти клещи паразитируют на чистиковых (Coulson et al., 2009), подобно пингвинам, ведущих пелагический образ жизни и связанным с сушей только в гнездовой период. Одним из основных прокормителей в этих биотопах служат тупики, также устраивающие гнезда в норах.

В открытых стациях с сильно нагретой поверхностью земли и слабо выраженным или отсутствующим травяным покровом (пустыня, полупустыня) наибольшей совокупностью преимуществ по параметрам структуры обладает зрительный сигнал; значение температурного или ольфакторного сигналов (последнего — из-за сильных направленных вверх конвекционных потоков нагретого воздуха, препятствующих распространению запаха в приземном слое, где находится клещ) малосущественно. Соответственно иксодиды с пастбищным типом нападения, активные преследователи, обладают развитыми глазами, а дистантные хеморецепторные органы (орган Галлера) взрослых клещей снабжены сложными железами, препятствующими подсыханию нежных обонятельных сенсилл капсулы (Балашов, Леонович, 1978). Комплексная поведенческая реакция активных преследователей включает движение к любому внезапно появившемуся в поле зрения контрастному объекту и более позднее определение его пригодности к кровососанию при помощи органов Галлера (Леонович, 2005; Романенко, 2011). При этом личиночные и нимфальные стадии развития таких преследователей, как клещи рода *Hyalomma*, являются типичными нидиколами, и реакция взрослых на контрастные предметы, обеспечивающая преследовательскую активность имаго, представляет собой по сути реакцию негативного фототаксиса, типичную для нидиколов. Изменение формы глазной линзы на сферическую послужило основой становления активного преследования, при котором затемнение и освещение фоторецепторных клеток глаза вызывают движение или поворот клеща, а попадание света в глаз через сферическую линзу возможно только с направления главной оптической оси глаза (Леонович, 2005).

У обитателей полуоткрытых стадий (лесостепи и степи), в которых условия освещенности не столь нестабильны, как в лесных стациях, но в которых густой травяной покров делает невозможным активное преследование (например, у клещей рода *Dermacentor*), зрение также играет важнейшую роль при определении прокормителя по затенению сидящего на травинке клеща (Романенко, 2011); глазные линзы у таких клещей не сферические, а плоские. Затенение вызывает реакцию принятия позы активного ожидания, а не преследования, поэтому определение точного направления на источник затенения в данном случае несущественно.

В закрытых лесных стациях наиболее выгоден ольфакторный сигнал (постоянно меняющиеся условия освещенности и анизотропные температурные условия, зависящие от удаленности клеща от тех или иных древесных или кустарниковых растений, влажности почвы, затененности и т. п.), но не любой, а обладающий высокой летучестью, низкомолекулярный, отличающийся на фоне обильных и разнообразных запахов леса. Соответственно пассивные лесные подстерегатели лишены глаз, однако в местах расположения глаз у них имеется скопления фоторецепторных клеток (Леонович, 2005). Лесные подстерегатели, такие как *Ixodes ricinus* и *I. persul-*



*catus*, ощущают приближение хозяина с расстояний до 25 м (Романенко, 2011); у этих клещей в составе органа Галлера развиваются особые «дистальные сенсиллы бугорка», отличающиеся очень крупными размерами и обладающие сверхвысокой чувствительностью к некоторым компонентам запаха шерсти млекопитающих — валеролактонам и орто-метилфенолу (Leonovich, 2004).

Строение сенсорных систем всех современных иксодид убедительно свидетельствует о том, что их предки исторически долгое время провели в почве или подстилке. Период этот у предков *Ixodoidea* был настолько длительным, что при выходе на пастбище (в открытые биотопы) глаза у них появились *de novo*, а их фоторецепторные клетки по строению идентичны не фоторецепторным клеткам прочих членистоногих, но сходны с таковыми плоских червей. Наличие фоторецепторных клеток у безглазых видов в местах, где находятся глаза у видов, ими обладающих, говорит о том, что формирование всей группы изначально было связано с открытыми биотопами. У исходно гнездо-норовых гамазовых клещей не только глаз, но и никаких фоторецепторных клеток не имеется.

В убежищах аргасовых клещей с более стабильными по сравнению с внешней средой микроклиматическими условиями и фоновым присутствием запаха феромона основными сигналами, говорящими о присутствии поблизости прокормителя, служат запаховые нестойкие сигналы прокормителя, а основным сигнальным признаком убежища служит феромон скопления (Sonenshine, 2004; Леонович, 2005). Соответственно эти клещи характеризуются необычным пальпальным органом с резко увеличенным количеством сенсилл, содержащих рецепторы контактных феромонов скопления.

В тканях и полостях тела хозяина, где обитают эндопаразиты, условия среды стабильны и пища постоянно доступна; соответственно хемо-, термо- и гигрорецепторные сенсиллы не играют сколько-нибудь значительной роли и редуцируются (например, у эндопаразитических *Neonyssus*, *Mesonyssus* и *Pneumonyssus*) (Leonovich, Stanyukovich, 2011; Леонович, Димов, 2012). В значительной мере это касается и постоянных эктопаразитов из числа гамазовых клещей, и однохозяинных иксодид, у которых нимфы и взрослые клещи линяют на хозяине (некоторые черты редукции капсулы органа Галлера видны у взрослых *Boophilus*).

Поведение клещей структурировано и может быть представлено в виде комбинаций элементарных поведенческих актов (Леонович, 2005; Романенко, 2011). Исследования поведения дрозофил позволили продемонстрировать наличие генов, определяющих элементарные поведенческие акты (Piexoto, 2002); таким образом, и поведение клещей способно на комбинаторные и иные генетические перестройки. Современные фенотипики рассматривают поведение как чрезвычайно пластичный аспект фенотипа организма. Генетические исследования показали, что поведение, определяющее выбор биотопа (*habitat choice*) и полового партнера, имеет особое влияние на генетику популяции. Такое поведение воздействует на корреляции между аллелями разных локусов и приводит к появлению новых генетических коварианс за счет разбалансировки сцепления признаков (Arnold, 1992). Таким образом, поведение может вводить ограничения на направления эволюционного развития морфологических

структур, создавая комбинации, преимущественно закрепляемые в популяции.

Макроизменения сенсорной системы паразитиформных клещей в качестве одного из существенных компонентов включают изменения топографии сенсилл, никак не связанной с экологическими характеристиками видов, но отражающей филогенетические отношения между ними. Часто набор сенсилл (в составе тарзального органа мезостигмат или передней группы сенсилл органа Галлера иксодид) идентичен, а топография их совершенно различна (Леонович, 2005). Одно из возможных объяснений этого феномена мы видим в сдвиге момента старта морфогенеза сенсилл с более короткой эволюционной историей на более ранние сроки, а также в блокировке морфогенеза на разных его стадиях у разных видов (Belozеров, Leonovich, 1995). Определенную лимитированность возможных путей развития можно объяснить, с одной стороны, сначала случайным, а потом закрепленным отбором выпадением одной из стадий развития той сенсиллы, которая не подвержена эволюционному прессу, а с другой — ограничениями, наложенными сформировавшимся поведением, требующим совершенно особых рецепторов, необходимых для успешного завершения жизненного цикла.

#### Список литературы

- Балашов Ю. С. 1958. К вопросу об активных горизонтальных перемещениях таежного клеща *Ixodes persulcatus* P. Sch. Мед. паразитол. и паразитарные болезни. 27 (4): 481—484.
- Балашов Ю. С. 1960. Водный баланс и поведение *Hyalomma asiaticum* в пустыне. Мед. паразитол. и паразитарные болезни. 29 (3): 313—320.
- Балашов Ю. С. Паразито-хозяйинные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л.: Наука. 1982. 318 с.
- Балашов Ю. С., Иванов В. П., Игнатьев А. М. 1976. Тонкое строение и функция пальпального рецепторного органа иксодидных клещей (Acarina, Ixodoidea). Зоол. журн. 55 (9): 1308—1317.
- Балашов Ю. С., Леонович С. А. 1976. Морфологические особенности органа Галлера иксодовых клещей трибы Amblyommatini (Acarina, Ixodidae). Энтомол. обозр. 55 (4): 946—952.
- Балашов Ю. С., Леонович С. А. 1977. Сравнительное исследование органа Галлера аргасовых клещей (Ixodoidea; Argasidae) в растровом электронном микроскопе. В сб.: Морфология и диагностика клещей. С. 24—33.
- Балашов Ю. С., Леонович С. А. 1978. Наружная ультраструктура органа Галлера клещей подсемейства Ixodinae (Acarina: Ixodoidea) в связи с систематикой этой группы. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 77: 29—36.
- Балашов Ю. С., Леонович С. А. 1981. Строение и пути эволюции органа Галлера иксодовых клещей подсемейства Amblyommatinae. Паразитол. сб. 18 : 5—21.
- Беклемишев В. Н. 1951. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных, пути его возникновения. Мед. паразитол. и паразитарные болезни. 20 (2): 151—160; (3): 233—241.
- Леонович С. А., Димов И. 2012. Рецепторы пальп и передних лапок гамазовых клещей (Parasitiformes, Rhinonyssidae) — паразитов носовой полости синицы, сизого голубя и лысухи. Паразитология. 46 (5): 329—339.
- Леонович С. А. 2005. Сенсорные системы паразитических клещей. СПб.: Наука. 236 с.
- Леонович С. А. 2008. Адаптации сенсорных клещей гамазовых клещей (Acar: Gamasina) к обитанию в различных экологических средах. Паразитология. 42 (2): 271—280.

- Миронов В. С. 1939. О поведении таежного клеща *Ixodes persulcatus* Schulze. Мед. паразитол. и паразитарные болезни. 8 (1): 123—136.
- Романенко В. Н. 2011. Поведение пастбищных клещей. Поиск прокормителей клещами родов *Hyalomma*, *Dermacentor* и *Ixodes*. М.: Книга по требованию. 212 с.
- Arnold S. J. 1992. Constraints on phenotypic evolution. *American Naturalist* 140 (Supplement): 85—107.
- Belozero V. N., Leonovich S. A. 1995. Pathways of regeneration of Haller's sensory organ in ixodid tick *Hyalomma asiaticum* during life cycle. *Journ. Exp. Zool.* 271: 194—204.
- Bernardi L. F. O., Azara L. N. de, Ferreira R. L. 2011. Description of the female of *Diplothyrsus schubarti* Lentinen, 1999 (Holothyrida: Neothyrida) and new species occurrences in Brazil. *Acarologia*. 51 (3): 311—319.
- Coulson S. J., Lorentzen E., Gabrielsen G. W. 2009. The parasitic tick *Ixodes uriae* (Acari: Ixodidae) on seabirds from Spitsbergen, Svalbard. *Polar Research*. 28: 399—402.
- Dowling A. P. G., O'Connor B. M. 2010. Phylogeny of Dermanyssoidea (Acari: Parasitiformes) suggests multiple origins of parasitism. *Acarologia*. 50 (1): 113—129.
- Klomp H. 2010. Holothyrids and ticks: new insights from larval morphology and DNA sequences, with the description of a new species of *Diplothyrsus* (Parasitiformes: Neothyridae). *Acarologia*. 50 (2): 269—285.
- Klomp H. H., Lekveishvili M. M., Black W. C. 2007. Phylogeny of parasitiform mites (Acari) based on rRNA. *Molecular phylogenetics and Evolution*. 43: 936—951.
- Lees A. D. 1948. The sensory physiology of the sheep tick, *Ixodes ricinus*. *Journ. Exp. Biol.* 25: 145—207.
- Leonovich S. A. 2004. Phenol and lactone receptors in the distal sensilla of the Haller's organ in *Ixodes ricinus* ticks and their possible role in host perception. *Experimental and applied acarology*. 32 (1—2): 89—102.
- Leonovich S. A., Dusbabek F. 1991. Pheromone receptive subsystem in ticks: correlation between stimulus conducting structures and evolution of behaviour. *Modern Acarology*, Academia (Prague) and SPB Publ. (The Hague). 1: 53—58.
- Leonovich S. A., Stanyukovich M. K. 2011. Sensory organs of mesostigmatic mites (Acarina, Mesostigmata) dwelling in body cavities of mammals and birds. *Proceedings of the Zool. Inst. RAS*. 315 (3): 263—273.
- Piexoto A. A. 2002. Evolutionary behavioral genetics in *Drosophila*. *Advances in Genetics*. 47: 117—150.
- Sonenshine D. E. 1991. Tick pheromones. In: *Biology of Ticks*. Oxford: Oxford University Press. P. 331—369.
- Sonenshine D. E. 2004. Pheromones and other semiochemicals of ticks and their use in tick control. *Parasitology*. 129: 405—425.

#### THE MAIN EVOLUTIONARY TRENDS IN SENSORY ORGANS AND QUESTING BEHAVIOR OF PARASITIFORM TICKS AND MITES (PARASITIFORMES)

S. A. Leonovich

**Key words:** Parasitiformes, sensory organs, behavior.

#### SUMMARY

Studies of sensory organs in parasitiform mites by methods of scanning and transmitting electron microscopy and electrophysiology in Russia were initiated by Yu. S. Balashov. A review of the material accumulated since that time allows revealing the main trends in evolution of the morphology the main complicated sense organs (the Haller's organ, palpal and tarsal organs, and eyes). Tight correlation between the evolution of the questing behavior and of sensory organs was demonstrated.